Observations sur le milieu et la végétation du Massif de l'Ankarana (Nord de Madagascar) et description de trois nouvelles espèces de *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) et *Adenia* (Passifloraceae)

Martine BARDOT-VAUCOULON
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ
Présentation générale de l'Ankarana, massif karstique du nord de Madagascar, du point de vue climatique, géologique et géomorphologique, suivie d'observations, pour une zone centrale proche du Lac Vert, concernant la forêt dense sèche caducifoliée, climax du domaine phytogéographique de l'ouest. La phénologie des espèces est marquée par une importante période de floraison en fin de saison sèche et une caducité presque totale du feuillage. Trois faciès de composition et de physionomie différentes sont mis en évidence en corrélation avec une variation continue des conditions édaphiques, facteur écologique le plus marquant pour ce milieu. Plusieurs exemples d'espèces présentant des adaptations particulières (géophytes à cycle végétatif court, crassulescence, pachycaulie, spinescence) sont rapportées en fonction de leur localisation. Trois nouvelles espèces prospérant dans cette région sont décrites dans les genres *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) et *Adenia* (Passifloraceae).

MOTS CLÉS
végétation, Madagascar, Ankarana, tsingy, karst, *Chlorophytum*, *Tacca*, *Adenia*.

ABSTRACT
A general overview is presented of the Ankarana massif, a karstic formation in northern Madagascar, summarizing information on climate, geology, and geomorphology, followed by observations from the central portion of Ankarana near the Lac Vert concerning dry deciduous forest, which represent the climax formation in Madagascar's Western phytogeographic domain. The phenology of the local flora is characterized by the almost complete seasonal loss of leaves during the dry season, and by a peak in flowering prior to the onset of the rains. Three formation can be recognized at Ankarana based on floristic composition and physiognomy of the vegetation; the occurrence of each is correlated with variations in edaphic conditions, which are the most important ecological factors influencing the vegetation in this area. Several examples of species with special adaptations are described, including geophytes with a short vegetative cycle, and plants exhibiting crassulence, pachycauly, and spinescence; these are discussed with regard to the sites at which they grow. Three new species from this region are described in *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) and *Adenia* (Passifloraceae).

KEY WORDS
vegetation, Madagascar, Ankarana, tsingy, karst, *Chlorophytum*, *Tacca*, *Adenia*.

Le massif de l'Ankarana situé au N de Madagascar, dans la province de Diégo-Suarez (12°55'S, 49°06'E), est assez bien connu du point de vue géologique (BESAIRIE 1936, 1972) et géomorphologique grâce à l'étude détaillée de l'extrême Nord de Madagascar de ROSSI (1980) et aux travaux d'exploration et de cartographie des réseaux souterrains de DUFLOS & DE SAINT-OURS (1967) et DUFLOS (1968, 1988).

Par contre la connaissance floristique, basée sur les récoltes dispersées dans les herbiers est incomplète. De plus, elle n'a donné lieu qu'à de courtes

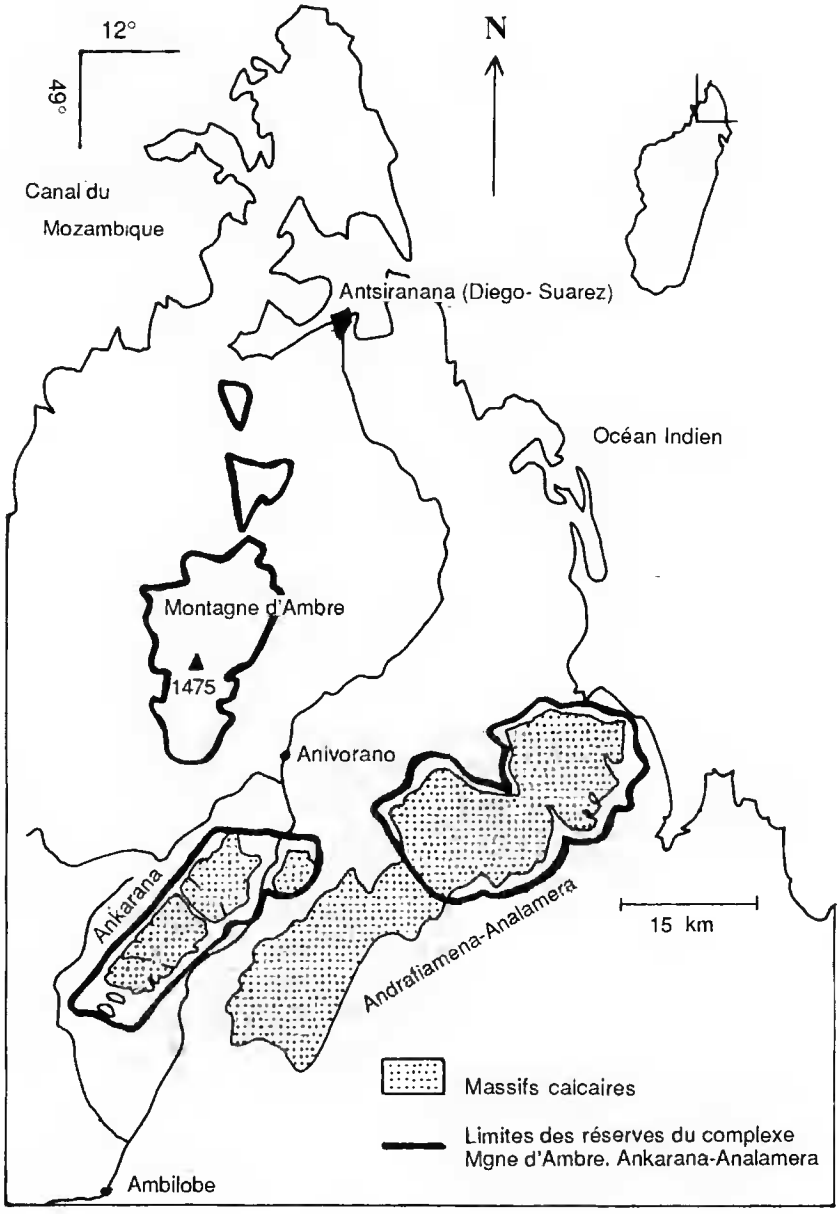


Fig. 1. — Carte du Nord de Madagascar.

citations dans diverses publications et il n'existe aucun travail de synthèse sur tout ou partie de ce massif. Le présent document apporte des données nouvelles et précises obtenues par un travail de terrain d'octobre 1990 à juin 1991 complété d'observations ponctuelles pendant les trois années précédentes. Une analyse floristique locale est présentée accompagnée de remarques phytosociologiques. Trois nouvelles espèces de *Chlorophytum*, *Tacca* et *Adenia* sont décrites.

GÉNÉRALITÉS SUR LE MASSIF DE L'ANKARANA

C'est un plateau calcaire d'orientation NE-SW de 25 km de long sur 8 km de large (Fig. 1). Sa façade NW est marquée, du côté de la montagne d'Ambre par un escarpement de 100 à 150 m de haut appelé « mur de l'Ankarana ». Cette limite naturelle domine la plaine basaltique d'Analatelo. Sa bordure SE ne possède pas de limite très nette

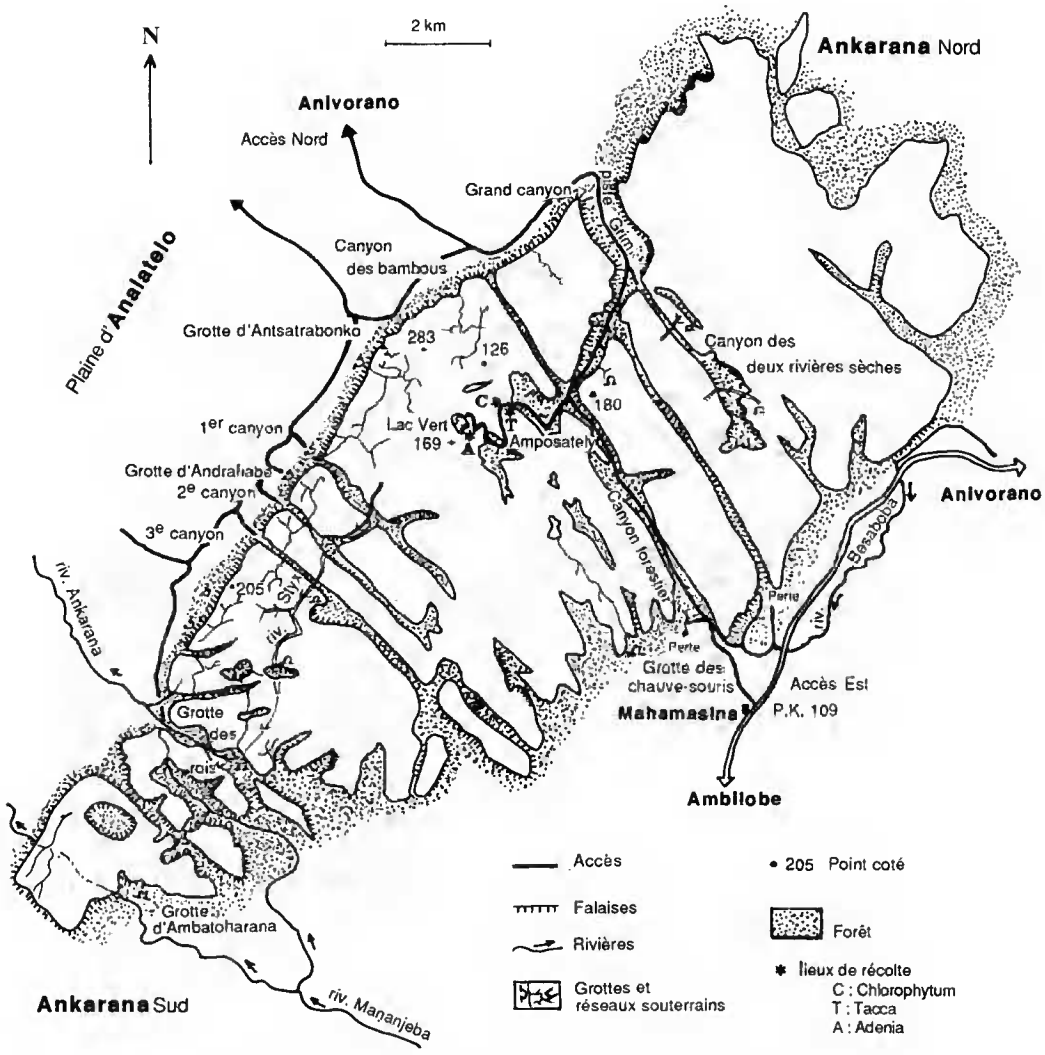


Fig. 2. — Carte détaillée du massif de l'Ankarana établie d'après la carte au 1/100 000 d'Ambilobe.

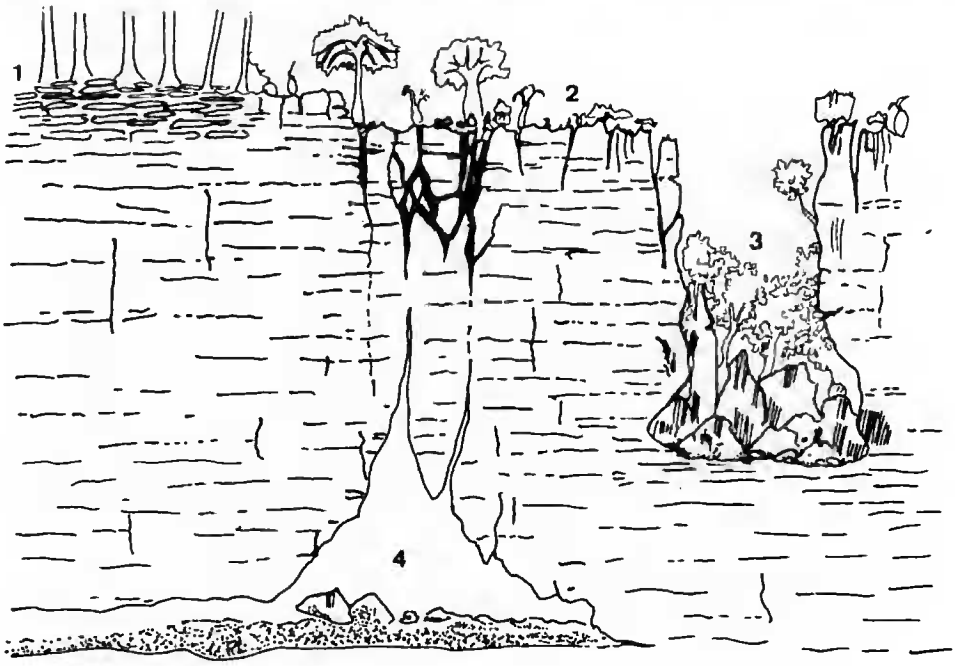
(Fig. 2). Ce massif appartient à la région occidentale, Domaine phytogéographique de l'Ouest, Secteur Nord (HUMBERT 1955). Ce dernier est séparé du reste du Domaine de l'Ouest par le Domaine du Sambirano qui représente une extension vers l'Ouest de la Région orientale.

LE CLIMAT

Cette région est caractérisée par l'alternance de deux saisons très contrastées. La saison sèche va de mai à novembre avec à peine 140 mm d'eau, soit seulement 7 % du total des précipitations (BARDOT-VAUCOULON 1991), et des températures de 26°C en moyenne. Pendant cette saison soufflent les alizés du SE qui faiblissent dès le mois de septembre. La saison pluvieuse, qui s'installe progressivement, dure de décembre à avril avec 93 % du volume des précipitations, et des températures de 27,5°C en moyenne. Plusieurs travaux parmi lesquels ceux de MORAT (1969, 1973) puis CORNET (1974) ont utilisé les données climatiques pour définir des bioclimats en concordance avec les types de végétation. La région considérée appartient à l'étage sec avec un déficit hydrique cumulé compris entre 300 et 400 mm (type sub-humide chaud de MORAT). Le climat va directement influencer le cycle de la végétation avec un repos végétatif très marqué de mai à août, suivi d'une reprise dès fin septembre-début octobre avec les premiers orages et l'allongement de la durée du jour. La saison chaude et pluvieuse coïncide avec le développement maximal de la végétation.

GÉOLOGIE, GÉOMORPHOLOGIE ET PÉDOLOGIE

L'Ankarana, qui culmine à 283 m, correspond à une masse de 200 à 400 m d'épaisseur de calcaire jurassique moyen (-150 millions d'années)



1 Plateau avec dalles affleurantes

2 Zone fortement lapiazée appelée "tsingy"

3 Grande fissure

4 Réseau souterrain

Fig. 3. — Représentation schématique de la géomorphologie (adapté de LEANDRI 1936).

constituée de calcaires sub-lithographiques passant à des calcaires cristallins avec des traces de polypiers. Cet immense bloc que représente le plateau a été sculpté par l'eau en lapiaz (Fig. 3) parfois profonds séparés par des crêtes et arêtes acérées et coupantes. L'ensemble porte le nom de « tsingy ». Les zones moins fortement lapiazées sont parsemées de blocs calcaires, dont la taille varie de quelques centimètres à quelques dizaines de centimètres, avec un sol peu épais. On y trouve également des éboulis chaotiques de blocs lapiazés ou simplement basculés et des fissures larges et profondes de plusieurs mètres.

Le plateau est en outre entaillé de profonds et étroits canyons, correspondant à de grands accidents tectoniques, de direction NW-SE, aux parois verticales, encombrés d'éboulis ou de blocs basaltiques (ROSSI 1980). Il est troué d'avens ; l'un d'entre eux est occupé par le Lac Vert (Fig. 2), un autre, la grande dépression circulaire du SW, enferme une forêt inexplorée.

Le massif est parcouru par un important réseau souterrain dont il faut souligner l'intérêt pour l'accès à certaines dépressions fermées et à des zones de tsingy. Ce réseau comporte des grottes, des galeries sèches, et des rivières souterraines dont les voûtes peuvent atteindre 50 m de haut, et où règne une humidité constante proche de 100 %. Ce modelé, tant superficiel que souterrain, résultant en grande partie de l'action de dissolution de l'eau, constitue un karst. A ce jour, plus de 100 km de ce réseau ont été explorés et cartographiés en grande partie par DUFLOS (1968, 1988) mais il en existe davantage. Parmi les rivières il faut citer : la Mananjeba au S avec une partie de son parcours souterrain, la Besaboba à l'E qui se perd à l'entrée du massif près du village de Mahamasina, dans une très belle dépression circulaire avec des gradins sculptés par l'érosion, la Styx entièrement souterraine. Les seuls points d'eau permanents accessibles du massif se rencontrent dans plusieurs canyons et effondrements (Amposately, Lac Vert, 2e canyon...). Ils ont une importance capitale tant pour les végétaux qui se sont installés autour, que pour les animaux qui viennent y boire.

Dans les zones fortement lapiazées l'eau ruisselle et s'infiltre très rapidement dans les nombreuses fissures. Les conditions édaphiques sont défavorables à l'installation d'une végétation : sécheresse importante et difficulté d'enracinement. Le sol est inexistant ou réduit à un peu d'humus entre les blocs calcaires. Les quelques analyses qui ont été effectuées par le laboratoire de pédologie du FOFIFA (BARDOT-VAUCOULON 1991) montrent que ce sol contient une forte proportion d'argiles et de limons. Le facteur limitant pour la végétation semble davantage être son épaisseur que ses propriétés texturales ou chimiques.

ÉTAT DES CONNAISSANCES ET INTÉRÊT DU MASSIF DE L'ANKARANA

Du N au S de Madagascar, les massifs calcaires qui s'étendent à l'W sur 1700 km sont nombreux et variés : Tsingy de l'Ankarana, de Namoroko, Causses du Kelifely, Tsingy du Bemaraha, plateau Mahafaly pour ne citer que les plus importants. Ils présentent en commun certains caractères remarquables liés à la nature du substrat, et à l'action des eaux en milieu tropical à longue saison sèche. Les massifs appelés tsingy sont d'une relative inaccessibilité et leur exploration est longue et périlleuse. Dans l'Ankarana les voies de pénétration sont les canyons et les réseaux souterrains qui relient certaines dépressions. La pénétration humaine, en général, et l'exploration scientifique, en particulier, sont peu aisées, ce qui a constitué une protection naturelle de l'Ankarana ; la forêt n'a été exploitée qu'en limite du massif ou dans les grands canyons ; les feux de brousse sont cantonnés à la savane périphérique. La connaissance scientifique, en particulier floristique, est très partielle. Les missions, peu nombreuses, ou les individus qui ont collecté dans cette région, ont surtout prospecté les zones de bordure tant au S, qu'au N. Il faut à ce propos signaler les récoltes importantes de HUMBERT en 1937, 1951, 1960 et de CAPURON et al. en 1969.

À l'occasion de l'inventaire floristique des régions tropicales (CAMPBELL & HAMMOND 1989) plusieurs constats sont faits par DORR et al. concernant l'île de Madagascar. La région Ouest est riche en espèces endémiques et même microendémiques. Les travaux récents menés conjointement par le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et le Missouri Botanical

Garden permettent une quantification plus précise et actualisée de ces données (MORAT & LOWRY 1993). L'endémisme spécifique est compris entre 70 et 80 %, voire plus. Il s'agit en outre d'une des régions les moins bien prospectées de Madagascar, ce qui est également le cas de tout le N du domaine du Sambirano, compte tenu des très importantes difficultés d'accès limitant l'explotation à des visites sporadiques. De ce fait les collections sont pauvres et le plateau calcaire de l'Ankarana est cité par CAMPBELL dans les priorités pour l'inventaire floristique.

Le contact avec le complexe volcanique de la montagne d'Ambre constitue une autre originalité de ce massif. Les coulées basaltiques du quaternaire sont venues buter contre le mur de l'Ankarana, ennoyant sa base sur une épaisseur de plusieurs dizaines de mètres. Elles ont pénétré dans les grottes de la façade N et les canyons, traversant même le massif de part en part, au niveau du grand canyon. Ce passage constitue une voie de pénétration relativement aisée (piste Grim côté N, chemin pédestre côté E). Le sol y est plus épais et plus riche, il a permis le développement d'une forêt, plus haute et plus dense que celle du karst voisin, bénéficiant pourtant des mêmes conditions climatiques.

OBSERVATIONS SUR LA VÉGÉTATION

Nous avons étudié en détail pendant plusieurs mois, une zone interne de végétation primaire nouvellement accessible grâce au sentier ouvert en collaboration avec J. DUFLOS, fin 1986, pour accéder à la dépression du Lac Vert.

Le travail sur le terrain a consisté à collecter un maximum d'espèces, en notant leur type biologique et leur phénologie, en vue d'une identification ultérieure. Parallèlement nous avons effectué 20 relevés phytosociologiques sous forme de quadrats de 900 m^2. Cette grande surface a été choisie volontairement dans un souci de combiner l'inventaire floristique incluant les espèces rares avec le relevé de la végétation. Les sites et emplacements en ont été choisis de façon subjective en tenant compte de la physionomie apparente de la végétation, de la topographie, des conditions édaphiques mais aussi de l'accessibilité qui, dans ce milieu, est un facteur limitant ne pouvant être négligé (BARDOT-VAUCOULON 1991). Pour chacun, sont notées, les données concernant la végétation (liste des espèces complétée tout au long de l'étude, leur abondance, leur taille et leur répartition en strates) et le milieu (exposition, topographie, aspect apparent du sol).

Un transect de 300 m de long sur 1,50 m de large où les différents faciès de la végétation apparaissent en relation avec le modelé, complète ce travail.

L'ensemble des relevés a ensuite fait l'objet d'analyses par deux méthodes complémentaires, celle de Braun Blanquet (GOUNOT 1969) et l'analyse différentielle de Czekanowski, qui utilise le coefficient de similitude de Jaccard (GUINOCHET 1973), ce qui a permis de rapprocher les relevés en trois sous-ensembles correspondant chacun à un faciès et de dégager des espèces différentielles et des espèces communes. Pour ces dernières l'abondance a servi à calculer l'abondance relative dans chacun des faciès retenus (DAGET & GODRON 1982).

Nous donnons ici quelques résultats généraux concernant la phénologie de la forêt sèche caducifoliée, formation climacique correspondant à l'étage sec (CORNET & GUILLAUMET 1976), ici sur substrat calcaire, sa composition floristique ainsi que ses variations locales en fonction du modelé et des conditions édaphiques : dalles calcaires affleurantes, éboulis, tsingy.

Dans ce milieu s'est développée une futaie de 12 à 15 m de hauteur, irrégulière, avec quelques arbres dépassant 20 à 25 m. Dans les crevasses du calcaire et les dépressions les arbres sont en général de grande taille. Sur les zones rocheuses la taille diminue vite, on observe une prédominance des formes peu élevées et des arbustes ainsi qu'une multiplication des plantes à tiges renflées. Les caractères biologiques dominants cités par KOECHLIN et al. (1974) : « caducité du feuillage qui varie en fonction des strates mais est générale dans la strate supérieure, stratification des ligneux en 3 étages, sous-bois arbustif avec peu d'herbacées, lianes variées, tendance à la xérophylie avec réduction de la taille des feuilles, crassulescence, pachycaulie, spinescence » s'appliquent parfaitement à cette forêt.

Observations phénologiques

L'observation menée sur trois années a permis d'appréhender la phénologie des espèces. Près de 90 % des espèces perdent leurs feuilles, pour la majorité d'entre elles, en mai-juin. D'autres ne les perdent (ce sont toujours des espèces des strates inférieures) qu'à la fin de la saison sèche comme *Strychnos madagascariensis* ou *Diospyros vescoi*. Les nouvelles feuilles se développent d'octobre à janvier, soit en même temps que la floraison, soit lorsque celle-ci a déjà eu lieu. Pour environ 60 % des 230 espèces recensées en fleurs, la floraison se déclenche en fin de saison sèche, de septembre à novembre. Elle concerne des espèces émergeantes avec des fleurs souvent vivement colorées qui se détachent sur le fond gris du calcaire. De loin on repère ainsi facilement *Hildegardia erythrosiphon*, au sommet très étalé couvert de fleurs rouges. Les fleurs sont visitées par des bulbuls et des oiseaux-mouches : les souimangas, qui participent à la pollinisation. *Delonix* aff. *velutina* s'égaye de fleurs jaunes, *D. boiviniana* de fleurs blanches et *Pongamiopsis amygdalina* a une profusion de fleurs mauves, odorantes, qui attirent de nombreux insectes. Cette explosion de couleurs est un vrai enchantement ; elle est de règle dans les formations sèches (KOECHLIN et al. 1974) et déclenchée par les premières averses qui ont lieu en septembre-octobre. Il faut y ajouter d'autres espèces moins spectaculaires des strates supérieures, moyennes ou inférieures : *Commiphora spp.*, *Poupartia gummifera*, *Ochnella madagascariensis*, *Ormocarpopsis aspera*, *Cyphostemma sp.*, *Adenia lapiazicola*. Les orchidées épiphytes du genre *Microceolia* ou lianescentes comme *Vanilla humblotii* aux grandes fleurs jaunes, s'épanouissent également à cette période.

Les premières feuilles apparaissent simultanément, ou plus tardivement, vers fin novembre chez *Hildegardia erythrosiphon* par exemple. Enfin environ 30 % des espèces développent leurs fleurs en saison des pluies de décembre à mars. Ces floraisons sont plus discrètes que les précédentes et concomitantes de la feuillaison. Citons à ce propos quelques arbres : *Kosteletzkya retrobracteata*, *Chionanthus incurvifolius*, *Paracorynanthe antankarana* ainsi que des espèces des strates inférieures en particulier des chaméphytes : *Polygala subdioica* et des géophytes : *Tacca ankaranensis*, *Carlephyton madagascariensis*, *Aulotandra humbertii* et *A. trigonocarpa*, plusieurs orchidées terrestres du genre *Oeceoclades*.

Les 10 % d'espèces restantes fleurissent en saison sèche, après mars. Cette floraison a lieu alors que la chute des feuilles, déjà commencée, augmente la quantité de lumière pénétrant dans le sous-bois. C'est le cas de plusieurs légumineuses arborescentes : *Neobarmsia baronii*, *Neoapaloxylon madagascariense*, *Erythrina ankaranensis*, *Ormocarpum bernierianum*, de *Talinella sp.*, *Crinum firmifolium* et *Pachypodium rutenbergianum*.

Composition floristique

Sur l'ensemble du secteur étudié, 260 espèces ont été récoltées appartenant à 146 genres répartis dans 64 familles différentes : 55 de Dicotylédones, 8 de Monocotylédones et une de Ptéridophytes. On note une grande abondance de Leguminosae avec plusieurs espèces bien représentées : *Dalbergia humbertii*, *Delonix boiviniana*, *Cordyla madagascariensis*, *Neoapaloxylon madagascariense*, *Albizia polyphylla*. Les Combretaceae avec 7 espèces du genre *Terminalia*, les Burseraceae avec le genre *Commiphora*, les Sapindaceae avec les genres *Erythrophysa* et *Stadmania* sont également très présentes. La famille des Euphorbiaceae avec une grande variété de formes et d'espèces occupe plutôt les strates moyennes et inférieures ; les *Croton* sont nombreux ainsi que les *Euphorbia* avec deux espèces endémiques localement : *Euphorbia pachypodioides* et *E. ankarensis*. Les Rubiaceae, Vitaceae, Acanthaceae sont représentées par plusieurs genres. Onze genres d'Orchidaceae ont été recensés, qu'ils soient épiphytes comme *Acampe*, *Microcoelia*, *Angraecum*, lianescent comme *Vanilla* ou terrestres comme *Oeceoclades*, *Nervilia*, *Disperis*. (Voir l'annexe pour la liste floristique complète).

Les types biologiques les mieux représentés sont les ligneux avec une majorité de microphanérophytes ne dépassant pas 8 m de haut. Ils confèrent à l'ensemble son aspect forestier. La strate herbacée est marquée par la présence de nombreux géophytes à développement saisonnier. Les

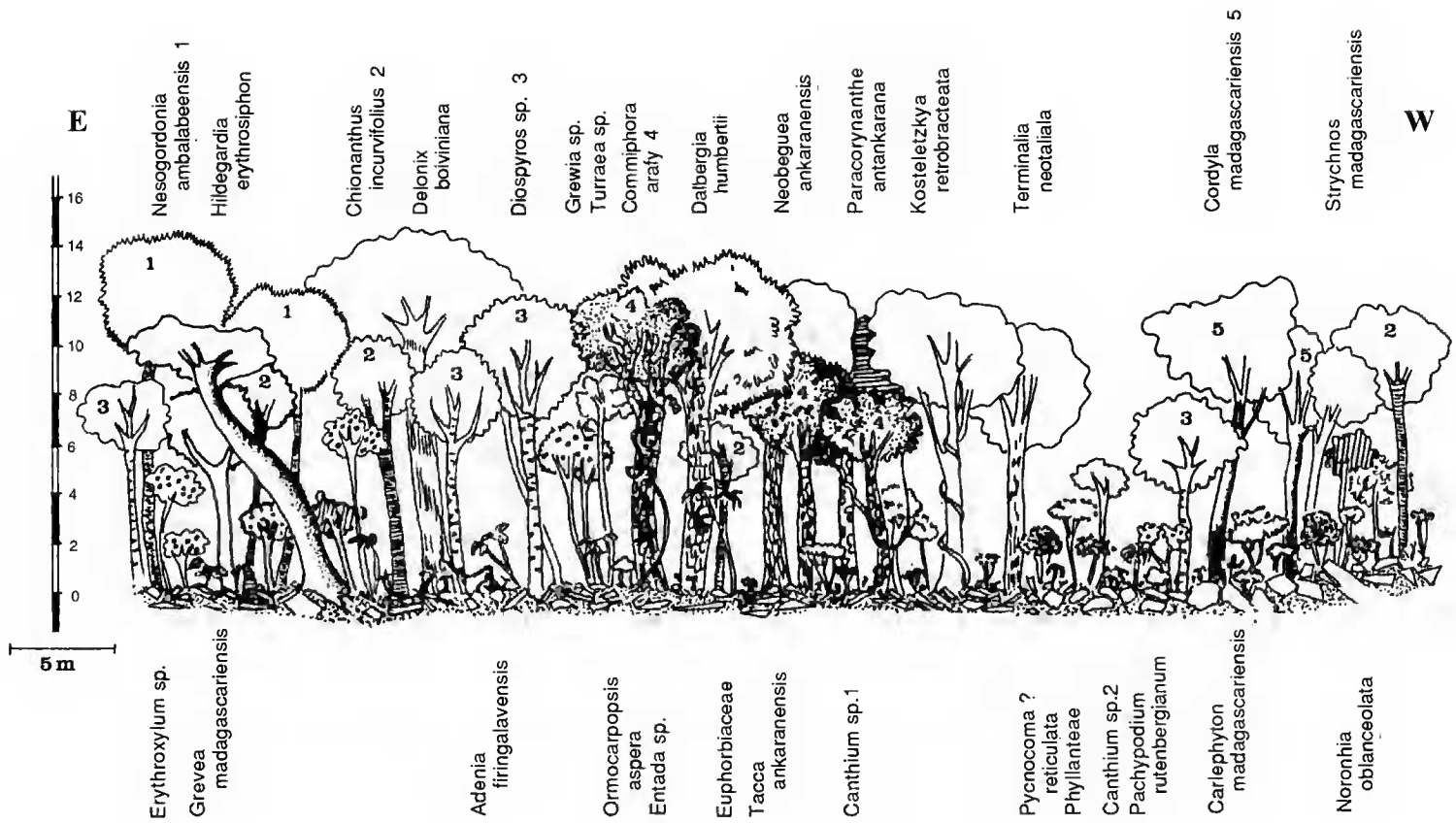


Fig. 4. — Profil schématique de la végétation sur substrat calcaire : forêt dense (extrait du profil complet BARDOT-VAUCOULON 1991). Les espèces sont représentées pour une bande de 1,5 m de large avec des codes de représentation pour faciliter la lecture. Au niveau des strates inférieures certaines espèces abondantes ne sont pas figurées afin de préserver la lisibilité. Les noms des taxons sont placés au-dessus du profil lorsque leur taille est supérieure à 6 m, et en dessous pour les autres.

lianes, quelles soient ligneuses ou herbacées, sans être abondantes, ne sont pas négligeables. Enfin, il faut signaler la présence de quelques épiphytes principalement d'Orchidaceae.

Quelques faciès de la forêt sèche sur calcaire

Cette forêt est décrite en quelques lignes dans un compte-rendu de mission (Capuron 1952) et considérée par Humbert (1951) comme une forêt xérophile du district des plateaux karstiques pour le secteur Nord. Plus récemment, en utilisant la classification adoptée pour l'Afrique au congrès de Yangambi Cornet & Guillaumet (1976), puis White (1983) précisent et définissent des types de végétation pour Madagascar. La région occidentale est occupée par une forêt dense sèche décidue avec sa composante des plateaux calcaires. Ceci est confirmé par nos propres observations pour le massif de l'Ankarana. Cependant, lorsqu'on se déplace dans cette forêt, des variations ou faciès apparaissent très rapidement, en relation avec le modelé stationnel et les conditions édaphiques. Des différences concernant la taille des espèces, la composition floristique, le recouvrement, les adaptations morphologiques sont immédiatement visibles. Ce fait a été souligné pour la forêt sèche sur calcaire du Bemaraha (Leandri 1936). L'analyse phytosociologique (Bardot-Vaucoulon 1991) confirme les observations. Elle a permis de reconnaître trois faciès différents de cette forêt sur calcaires affleurants. Ils sont présentés avec les principales espèces et quelques unes de leurs particularités biologiques.

1. La forêt du plateau sur karst peu évolué (Fig. 4).

Les zones plates ou de faible déclivité, avec un sol relativement développé, abondamment mélangé de blocs et de dalles calcaires affleurantes (30 à 70 % de la surface totale) sont humides et bien drainées en saison des pluies au cours de laquelle la forêt est épaisse et sombre, ce qui limite l'évapotranspiration. Elle est caractérisée par une strate arborescente continue (recouvrement voisin de 80 %) où dominent des espèces telles que *Commiphora arafy*, *Delonix boiviniana*, *Dalbergia humbertii*, *Pongamiopsis amygdalina*, *Terminalia neotaliala*, *Nesogordonia ambalabeensis*, *Adansonia madagascariensis* à l'état dispersé, *Kosteletzkya retrobracteata*, *Grewia sp.*, *Diospyros sp.*, *Nectaropetalum sp.*, *Clerodendrum nudiflorum* qui atteignent ou dépassent 8 m de hauteur. La strate moyenne est bien fournie avec des espèces à port arborescent ou arbustif parmi lesquelles on peut citer *Turraea sp.*, *Grevea madagascariensis*, plusieurs Euphorbiaceae du genre *Croton*, une espèce d'Euphorbiaceae : Phyllantheae et *Ormocarpopsis aspera*. La strate inférieure compte surtout des géophytes. *Rhodocodon calcicolus*, *Tacca ankaranensis*, *Crinum firmifolium*, *Chlorophytum sylvestre*, deux espèces d'*Aulotandra*, quelques chaméphytes dont *Polygala subdioica* et *Leea guineensis*, des orchidaceae à pseudobulbes du genre *Oeceoclades* et des lianes comme *Adenia firingalavensis*, *Entada chrysostachys* et plusieurs Cucurbitaceae.

Des modifications locales ont pu être observées en fonction de la pente et de la quantité des dalles affleurantes. Ainsi, *Adenia firingalavensis*, *Commiphora stellulata*, *Poupartia gummifera*, *Diospyros sp.* marquent une nette préférence pour les sols peu profonds et très caillouteux ; *Euphorbia ankarensis* disparaît lorsque la pente augmente.

2. Végétation des éboulis et des lapiaz.

En mélange avec ces zones aux conditions édaphiques les moins défavorables, on rencontre des zones d'éboulis ou de lapiaz peu évolués. Le sol est toujours discontinu et d'épaisseur variable, difficile à évaluer, le plus souvent dans le fond des fissures ou entre les blocs rocheux. La forêt y est claire, moins haute que la précédente, avec un recouvrement variable pouvant atteindre localement 70 %. Les espèces sont moins élevées et les strates moyennes tendent à se confondre. On y retrouve, de manière plus dispersée et rare, les espèces de la forêt dense sèche du plateau. La physionomie de cette végétation est donnée par les ligneux hauts tels *Neoharmsia baronii*, *Cordyla madagascariensis*, *Delonix* aff. *velutina*, *Gyrocarpus americanus*, des ligneux bas comme *Protorhus humbertii*, *Ochnella madagascariensis*, *Noronhia oblanceolata*, *Commiphora pervilleana* et

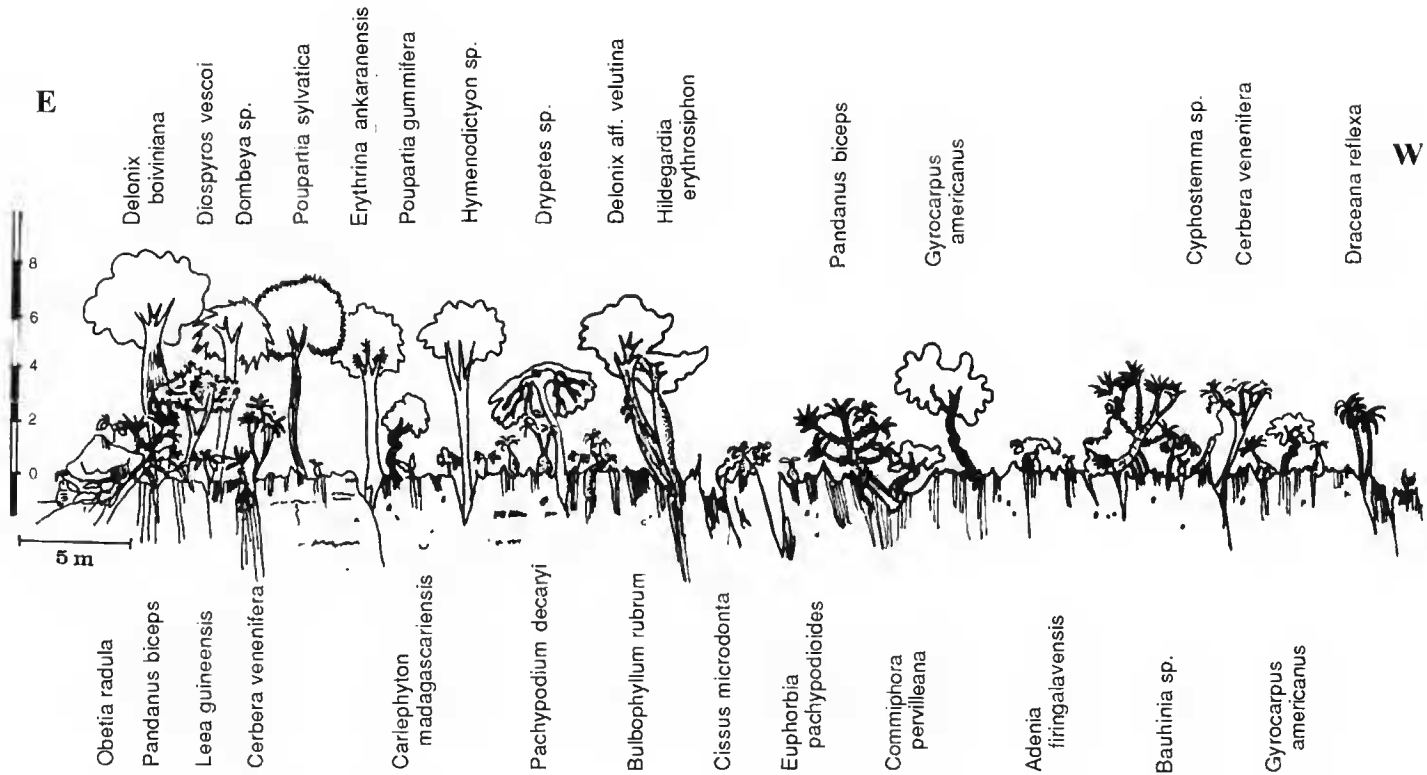


Fig. 5. — Profil schématique de la végétation des tsingy : forêt clairsemée. Mêmes conditions que pour la Fig. 4. Les noms des taxons sont placés au-dessus du profil lorsque leur taille est supérieure à 3 m, et en dessous pour les autres.

C. grandifolia, Vitex beraviensis, Antiaris toxicaria subsp. *madagascariensis, Diospyros vescoi* et *D. analamerensis*. La strate herbacée, avec *Euphorbia sp.* et *Justicia sp.*, quelques géophytes comme *Carlephyton madagascariense* et des lianes (*Sarcostemma sp., Cissus auricoma, Adenochlaena leucocephala*), est peu fournie.

3. Végétation des tsingy (Fig. 5).

Les zones de plateau, précédemment décrites, alternent avec d'importantes surfaces extrêmement lapiazées : les tsingy. Les conditions écologiques y sont très sévères. Le sol est discontinu, souvent squelettique à l'exception des fissures larges et profondes dont le fond est tapissé d'un sol riche en débris végétaux qui s'y accumulent. La capacité de rétention en eau du sol est voisine de zéro et en saison des pluies le ruissellement est important sauf dans les fissures où le drainage est ralenti. Il n'y a donc pas de réserve hydrique disponible pour la végétation en avril-mai et l'on peut considérer que pour ce milieu la saison sèche dure sept à huit mois au lieu de six. Il faut y ajouter un fort ensoleillement et une absence de protection au vent car le couvert végétal est réduit. La surface est soumise à des écarts de température importants. Les végétaux occupent en premier lieu le fond des grandes fissures mais les graines peuvent germer dans les creux de rochers, les fissures verticales ou au niveau des joints de stratification. Leur survie sera liée ensuite à leur capacité à développer un système racinaire pour se maintenir et à subsister avec leurs propres réserves en eau. Pour les plus grands, les racines s'insinuent en profondeur jusqu'à atteindre peut-être le réseau souterrain. Ce fait est confirmé par l'abondance des racines que l'on voit pendre au plafond des grottes.

La végétation est de ce fait très clairsemée et constitue une mosaïque dans laquelle on retrouve des espèces des deux autres faciès forestiers, surtout au niveau des fissures, mais aussi des espèces variées, dispersées et souvent très originales par leurs adaptations morphologiques et biologiques. Les espèces arborescentes sont peu nombreuses et d'aspect tourmenté et rabougri ; elles ne dépassent pas 8 m de hauteur ; leur croissance est lente. Parmi les espèces forestières, subsistent *Neoharmsia baronii, Zanthoxylum decaryi, Hymenodictyon sp., Dracaena reflexa, Poupartia gummifera, Gyrocarpus americanus, Hildegardia erythrosiphon*. Au niveau des fissures, on relève la présence de *Commiphora pervilleana, Omphalea sp., Pandanus biceps, Ficus reflexa*. Ces espèces n'émergent que par leur partie sommitale très étalée à la surface des rochers, ce qui est très remarquable dans le cas de *Ficus reflexa* et *Pandanus biceps*. Le reste de la surface des tsingy ainsi que les parois des fissures sont parsemées d'espèces peu nombreuses mais localement abondantes : des chaméphytes comme *Euphorbia pachypodioides, Asparagus vaginellatus, Angraecum praestans* (qui se comporte ici en chaméphyte) et des Viraceae et des Cucurbitaceae, lianescentes ou non, à partie basale renflée, souvent comprimées dans les fissures. Parmi les épiphytes seul *Bulbophyllum rubrum* supporte le fort ensoleillement et le dessèchement prolongé. Les espèces de petite taille ne se voient pas de loin et c'est en visitant systématiquement la surface et les fissures que l'on découvre ces plantes. Cette prospection est longue et exige un minimum de sens de l'équilibre ; les méthodes phytosociologiques utilisées pour les relevés doivent être modifiées et adaptées. Ce milieu recelle certainement des espèces encore inconnues. Pour notre part nous y avons récolté deux *Vitaceae* du genre *Cyphostemma*, un *Impatiens*, un *Adenia*, un *Commiphora*, un *Cynanchum* récemment décrit et du matériel complémentaire pour des espèces non encore décrites : *Talinella sp.1, sp. 2*, et *Terminalia sp.*

Unité et diversité de la forêt sèche sur modelé karstique

L'analyse de la composition floristique a permis de constater un appauvrissement spécifique lié à une diminution graduelle de l'importance du sol, lui-même en relation avec l'évolution plus ou moins poussée du modelé karstique : 147 espèces ont été recensées sur le plateau karstique, 138 dans les éboulis et lapiaz peu évolués. Le milieu des tsingy, malgré des conditions écologiques difficiles accueille des espèces variées mais moins nombreuses puisque nous en avons recensé 92 (Bardot-Vaucoulon 1991).

TABLEAU 1. — Diversité floristique comparée des 3 faciès considérés.

	Nombre de familles	Nombre d'espèces	Nombres d'espèces différentielles	Nombre d'espèces communes		
Forêt sur plateau	50	147	34	29		21
Forêt des éboulis et lapiaz	48	138	19		54	
Végétation des tsingy	39	92	16			

Il nous a paru intéressant de comparer la composition floristique de ces trois faciès, pour cela il n'a pas été tenu compte des espèces rares, c'est-à-dire présentes seulement dans 1, 2 ou 3 relevés et avec une abondance faible (moins de huit individus). 173 espèces ont été retenues, leur regroupement lors de l'analyse a permis de faire apparaître 21 espèces communes à l'ensemble. Elles se retrouvent dans 40 à 75 % des relevés avec une abondance variable. Cette base floristique nous permet de penser qu'il s'agit d'une même formation végétale même si une première vision donne l'impression d'une relative hétérogénéité.

Pour faire apparaître les préférences écologiques éventuelles de ces espèces, nous avons utilisé leur abondance dans les différents faciès. La comparaison de leur abondance relative dans chacun d'eux montre que pour *Neoharmsia baronii*, *Neobeguea ankaranensis*, *Clerodendrum nudiflorum*, *Diospyros natalensis*, *Poupartia sylvatica* et *Amorphophallus hildebrandtii*, la variation est faible. Ces espèces semblent peu sensibles aux modifications du milieu. Par contre *Commiphora arafy*, *Delonix boiviniana*, *Nesogordonia ambalabeensis* et *Turraea sp.*, montrent une préférence nette pour les sols plus développés. Ce sont des espèces arbotescentes de grande taille à l'exception de *Turraea sp.*, arbustif. Des espèces trouvent dans les éboulis le milieu qui leur convient le mieux (*Cordyla madagascariensis*, *Commiphora grandifolia*, *C. stellulata*, *Leea guineensis*, *Adenia firingalavensis*, *Strychnos madagascariensis*), espèces arbustives à l'exception de *Cordyla*, arbre de plus de 10 m de haut. Quelques espèces, particulièrement bien adaptées, semblent très liées aux zones de roches nues, comme *Asparagus vaginallus*.

La comparaison de la composition floristique des faciès 2 à 2 montre que le faciès d'éboulis et lapiaz peu évolués semble plus proche des zones de tsingy avec 54 espèces communes, que de la forêt sur plateau avec seulement 29 espèces communes. Ces 54 espèces n'apparaissent pas ou seulement très exceptionnellement sur le plateau comme *Pandanus biceps*, *Commiphora pervilleana*, *Delonix* aff. *velutina*, *Protorhus humbertii*, *Ficus reflexa* et *Diospyros vescoi*.

La forêt dense sèche de cette zone du massif de l'Ankarana comporte une base spécifique qualitativement réduite mais quantitativement bien représentée. A l'intérieur, les différents faciès liés aux facteurs édaphiques sont caractérisés par des groupes d'espèces différentielles. Le faciès de la forêt sur plateau se distingue nettement des faciès d'éboulis et de tsingy à composition floristique plus proche. Le milieu d'éboulis semble représenter un faciès de transition avec des espèces du plateau, des espèces des tsingy et des espèces qui lui sont propres. Observées plus en détail ces zones apparaissent comme une imbrication de conditions écologiques différentes où l'importance du sol est difficile à évaluer en raison des affleurements rocheux plus ou moins entassés.

La composition floristique ne peut rendre compte que partiellement de l'aspect de cette forêt dont la physionomie change en relation avec les modifications édaphiques. La forêt dense sèche a son aspect caractéristique sur le plateau, où le sol est moyennement développé ; elle devient moins haute et plus claire sur les éboulis et lapiaz peu évolués avec un sol d'importance variable et souvent faible. Quant au tsingy où le sol est quasi inexistant, il est couvert d'une végétation en mosaïque avec un appauvrissement spécifique, une diminution de la taille et d'importantes modifications morphologiques et biologiques.

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

Ces adaptations vont contribuer à la physionomie et à la reconnaissance des divers faciès forestiers. KOECHLIN et al. (1974) les ont bien décrites et nous ne ferons ici que les associer aux espèces étudiées. Les adaptations sont peu marquées en forêt dense sèche sur plateau et ne concernent que peu d'espèces ; elles sont nombreuses, variées, et touchent près d'un tiers des espèces de la forêt en mosaïque sur tsingy, étant rendues nécessaires pour survivre dans ces milieux extrêmes.

De nombreuses plantes de cette forêt dense sèche ont des feuilles dures, épaisses, luisantes, en particulier les quelques espèces à feuilles persistantes comme *Tarenna sp.*, *Pycnocoma ? reticulata* et plusieurs *Diospyros*, caractère qui s'accompagne parfois d'un enroulement de la feuille.

Le sous-bois forestier comporte peu d'herbacées mais de nombreux géophytes à cycle végétatif court : *Rhodocodon calcicolus*, *Amorphophallus hildebrandtii*, *Tacca ankaranense*, les espèces du genre *Aulotandra* et *Chlorophytum sylvestre*. Ils ne sont visibles que pendant deux ou trois mois, parfois moins longtemps. La pachycaulie et la crassulescence sont peu répandues dans les zones véritablement forestières. *Hildegardia erythrosiphon*, *Delonix* aff. *velutina*, *Adansonia madagascariensis* sont des arbres à tronc bouteille ; des lianes du genre *Adenia* et les *Cyphostemma* ont une tige gonflée et épaissie à la base ; *Lomatophyllum prostratum* et les Orchidaceae du genre *Oeceoclades* ont des feuilles épaisses ; quant à *Vanilla humblotii*, il grimpe et s'enroule grâce à une tige très charnue. Dans le milieu ripicole des tsingy, plusieurs espèces cumulent les caractères de crassulescence pour les feuilles, pachycaulie pour le tronc, par exemple *Cyphostemma sp.* qui, avec un court tronc tordu dans les rochers pouvant atteindre 1 m de haut sur 20 cm de diamètre, porte des branches non lianescentes à feuilles charnues vert bleu. Il en est de même pour *Adenia lapiazicola*, espèce nouvelle décrite plus loin. On retrouve des bases pachycaules chez des lianes des familles des Cucurbitaceae, des Vitaceae et chez *Pachypodium decaryi*, *Uncarina sp.* ou *Euphorbia pachypodioides* et un curieux *Impatiens sp.* qui se développe dans les fissures ombragées. En juin, après la fin de la floraison, ce dernier perd d'abord ses feuilles et dans un deuxième temps la partie supérieure grêle de la tige se détache. Il ne reste qu'une base conique renflée qui se ride en attendant la prochaine saison des pluies. Signalons enfin la spinescence qui existe chez plusieurs arbres : *Erythrina ankaranensis*, *Mimosa lapiazicola*, *Zanthoxylum decaryi*, des arbustes tels que *Pandanus biceps*, *Pachypodium rutenbergianum* et des chaméphytes : *Asparagus vaginellatus* et *Euphorbia pachypodioides*.

Ces observations montrent que le massif de l'Ankarana est occupé par une forêt dense sèche pluristratifiée, dominée par des ligneux en particulier les genres *Dalbergia*, *Hildegardia* et *Commiphora* choisis par HUMBERT (1965) pour caractériser cette forêt sur karst appartenant aux formations de la « série à *Dalbergia*, *Commiphora*, *Hildegardia* ». Le rythme de la végétation est conditionné par l'existence de deux saisons bien marquées. Ces caractères se retrouvent dans tous les massifs calcaires du domaine de l'Ouest.

Cette forêt apparaît en fait comme un assemblage complexe de physionomies végétales en relation avec une variation continue du facteur édaphique dont le rôle est primordial. L'existence d'une communauté végétale liée à un substrat spécifique ici le calcaire (DU PUY & MOAT 1996), et le rôle déterminant des conditions édaphiques sont confirmés par l'observation, sous les mêmes conditions climatiques, de la forêt sèche sur sol basaltique, située le long de la paroi Nord de l'Ankarana et dans le canyon forestier. La futaie, plus haute, atteint 20 à 25 m ; la caducité du feuillage est moins importante (30 à 50 % seulement) et plus tardive puisque les feuilles ne commencent à tomber que fin juin. Le sous-bois est réduit et compte une grande abondance de lianes. La composition floristique est différente ; nous y avons reconnu parmi les plus grands arbres plusieurs *Dalbergia*, *Zanthoxylum tsihanimposa* et *Canarium madagascariensis*. Les zones de contact entre les deux formations sont toujours très étroites, tout au plus quelques mètres. La limite apparaît très nettement lorsqu'on peut

avoir une vue panoramique sur une partie du massif.

L'étude floristique de l'Ankarana reste parcellaire et incomplète. La végétation des dépressions, couloirs et canyons n'y a pas été étudiée, pas plus que celle des buttes de calcaire crayeux très poreux, de 20 à 30 m d'altitude, qui surplombent le plateau ; encore faut-il les atteindre ! Il n'est pas possible sans travaux complémentaires d'étendre les résultats obtenus à l'ensemble du massif. La partie Sud, d'altitude plus basse, morcelée en blocs séparés et située à seulement 5 km du rivage a certainement des particularités très marquées. La comparaison de nos récoltes avec les échantillons des herbiers de Paris (P), Tananarive (TAN) et du Centre Technique Forestier (TEF) récoltés en d'autres points du massif montre une concordance qui permet de penser que bon nombre d'espèces se retrouvent lorsque les conditions sont similaires. Il est à noter que les collectes ont augmenté depuis 1991, en particulier avec l'intervention du Missouri Botanical Garden et du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, mais elles doivent être organisées de manière à ne pas toujours prospecter les mêmes zones, dans le but d'avoir une vision globale de la végétation du Massif. Le grand intérêt de celui-ci est lié à la présence d'espèces localement endémiques et de nombreuses nouveautés taxonomiques sont encore à découvrir ; en sont témoins les trois nouvelles espèces décrites ci-dessous.

UNE NOUVELLE ESPÈCE DE *CHLOROPHYTUM* (LILIACEAE)

Dans la Flore de Madagascar PERRIER DE LA BÂTHIE (1938) décrit 13 espèces de *Chlorophytum* réparties en 2 groupes :

— premier groupe : filets souvent renflés, papilleux ; périanthe souvent verdâtre ; loges ovariennes pauciovulées (2 à 5 ovules) ; port habituel de *Chlorophytum*.

— deuxième groupe : filets glabres plats, jamais renflés au milieu ; périanthe d'un blanc pur ; loges ovariennes à ovules nombreux ; port d'*Anthericum*.

MARAIS & REILLY (1978) ont adjoint à ces 13 espèces, 4 espèces auparavant rangées dans le genre proche *Anthericum*. Une nouvelle espèce est décrite ci-dessous, elle appartient sans conteste au groupe 1 décrit par PERRIER DE LA BÂTHIE, ce qui porte à 18 le nombre d'espèces de *Chlorophytum* connues à ce jour à Madagascar.

Chlorophytum sylvestre Bardot-Vaucoulon, **sp. nov.**

A C. granitico H. Perrier, *foliis 2 vel 3 tantum, saepius prostratis, laminis brevissimis latissimisque, ovalibus vel oblongis, nervis utrinque minus quam 17, ovariis loculis semper 1-ovulatis, ovula aliquando non evolventi, semine hilo sub-mediano differt.*

TYPE. — *Bardot-Vaucoulon 383*, Madagascar, plateau calcaire de l'Ankarana, zone du Lac Vert (12°52'S, 49°08'E), sol argileux sous forêt, jan. 1991, fl., fr. (holo-, P! ; iso-, P!, TAN!).

Géophyte de 15 à 40 cm de hauteur ; racines fasciculées, charnues, tubercules fusiformes mélangées à quelques racines fibreuses. Feuilles ovales à oblongues, 9-16 × 2-5 cm, peu nombreuses (2 ou parfois 3) souvent étalées sur le sol, parfois dressées ; limbe à 8 à 16 paires de nervures bien visibles sur les deux faces, face inférieure à aspect gaufré entre les nervures, aiguë au sommet, terminée par une courte pointe, base engainante, courte, 1-3 × 0,3-0,8 cm.

Inflorescence simple ou ramifiée en 3 à 4 branches ; pédoncule de 7 à 20 cm, muni de 2 bractées triangulaires aiguës de 3-5 × 1-2 mm ; grappe de 10 à 17 cm à fleurs fasciculées par 2 à 5 ; rachis couvert de petites papilles blanches ; bractées larges à la base, triangulaires, 2,2-3,5 × 2 mm, violacées, trinerves, dont la taille diminue de la base vers le sommet de la grappe ; pédicelle 4,5 × 0,2 mm, articulé à 2 mm de la base, à section triangulaire sur le sec ; périanthe de 4 mm de longueur à segments sub-égaux, trinerves ; sépales de 4 × 0,6 mm ; pétales de 4 × 0,8 mm blanc verdâtre, devenant violacés en vieillissant ; étamines égales, plus courtes que le périanthe ; filet tordu à la base, papilleux et renflé à partir du tiers inférieur ; anthères 1 mm, oblongues, jaune vert, médifixes ; ovaire 1 à 1,5 mm de diamètre, trigone, à loges uniovulées ; style filiforme de 3,5 mm. Capsule

2,5 × 3,5 mm, triquètre, à 3 graines noires, plates, réniformes, 3 × 2 mm, test très finement granuleux, échancré au milieu du bord interne, la radicule formant une saillie conique au fond de l'échancrure. — Fig. 6.

PARATYPE. — *Humbert 18980*, Madagascar, collines et plateaux calcaires de l'Ankarana, Est d'Ambondrofe, vallon à sol argilo-calcaire, 300 m, fl., déc. 1937-jan. 1938 (P!).

ÉCOLOGIE. — Cette espèce géophyte marque une préférence pour les sols argilo-calcaires mélangés de rochers, en sous-bois clairsemé de forêt tropophile ou dans des creux de vallon. Elle se développe à la saison des pluies et fleurit abondamment en janvier.

NOTES. — Les échantillons de *Chlorophytum sylvestre* en début de floraison, récoltés par

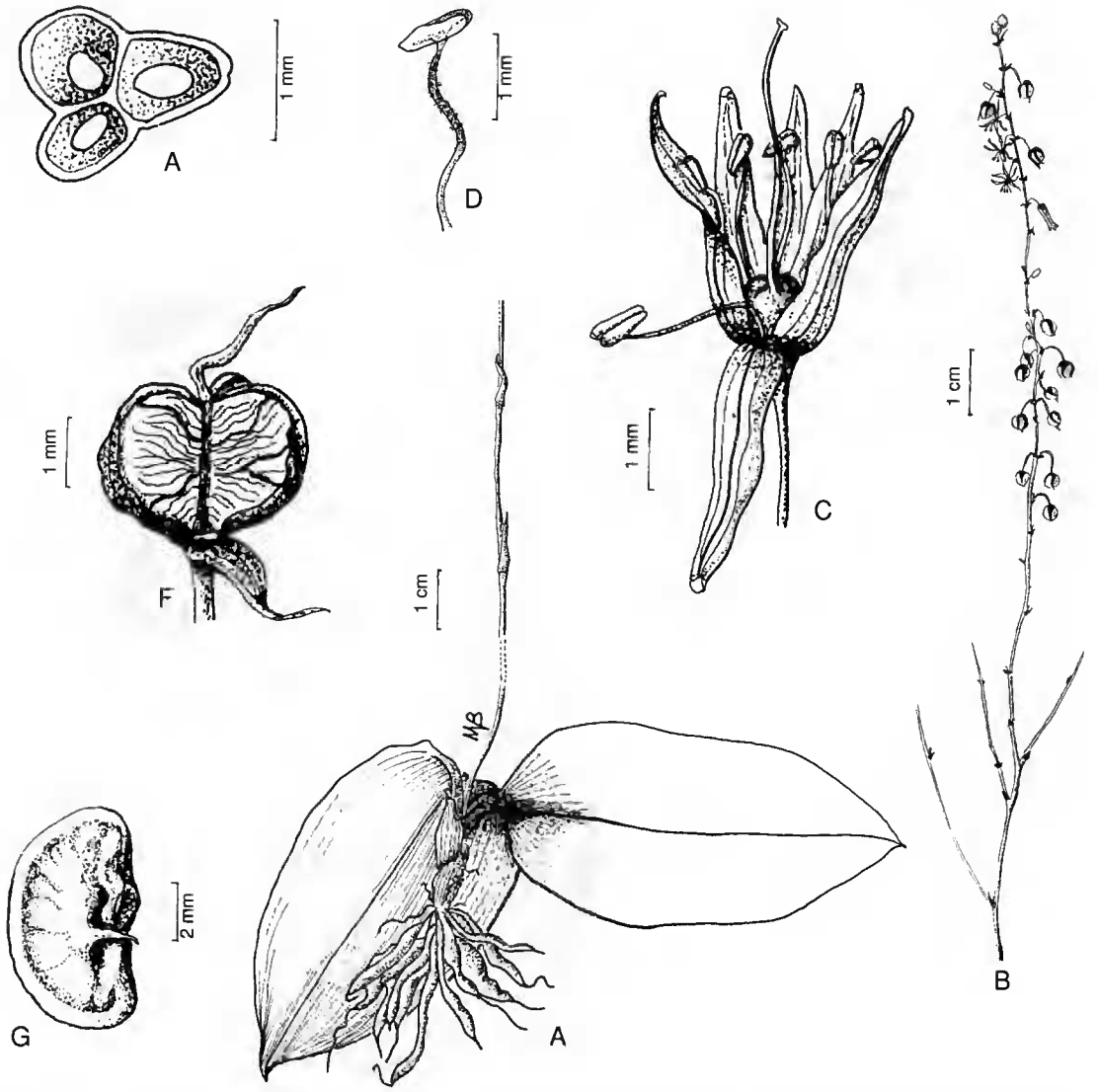


Fig. 6. — ***Chlorophytum sylvestre*** Bardot-Vaucoulon : **A**, partie souterraine et feuilles ; **B**, inflorescence ; **C**, fleur partiellement ouverte ; **D**, détail d'une étamine ; **E**, coupe transversale de l'ovaire ; **F**, capsule ; **G**, graine. (*Bardot-Vaucoulon 383*, P).

HUMBERT sont accompagnés d' une note descriptive assez complète soulignant ses affinités avec *C. graniticum* H. Perrier. En effet ces deux espèces présentent la même allure générale et une morphologie florale assez proche. Le matériel complémentaire que nous avons récolté dans ce même massif montre que plusieurs caractères séparent les deux espèces. *Chlorophytum sylvestre* est caractérisé par ses feuilles peu nombreuses, le plus souvent deux, opposées, assez larges et étalées sur le sol alors que *C. graniticum* a des feuilles nombreuses, dressées, oblancéolées et plus étroites (15-20 mm) ; ses inflorescences plus ramifiées ; ses étamines jaunes aussi longues ou plus courtes que le périanthe. Mais la différence la plus remarquable concerne l'ovaire à loges uniovulées, ce qui constitue une exception chez les *Chlorophytum*. Les loges sont bi-ovulées chez *C. graniticum* et pauci- ou multi-ovulées dans les autres espèces du genre. La graine réniforme présente une échancrure et un hile sud-médian caractéristique.

UNE DEUXIÈME ESPÈCE MALGACHE DU GENRE *TACCA* (TACCACEAE)

Dans la Flore de Madagascar PERRIER DE LA BÂTHIE (1950) retient deux espèces de *Tacca* : *T. pinnatifida* J.R. & G. Forst. et *T. artocarpifolia* Seem. Lors de la révision de l'ensemble des Taccaceae, famille monogénérique (DRENTH 1972), les nombreuses espèces décrites précédemment, en raison de la grande variabilité des formes, sont ramenées à dix : huit indomalaises, une sud-américaine et une (*T. leontopetaloides* (L.) Kuntze) largement répandue en milieu tropical de l'Afrique de l'Ouest jusqu'à l'île de Pâques y compris à Madagascar. Plus récemment, en 1982, LING & TING décrivent une nouvelle espèce récoltée en Chine : *T. subflabellata*.

Tacca leontopetaloides, qui réunit les deux espèces précédemment retenues par PERRIER DE LA BÂTHIE, est très fréquente à Madagascar. La plante décrite ci-dessous, récemment récoltée dans le massif de l'Ankarana, présente bien les caractères du genre *Tacca* mais se distingue très nettement de *T. leontopetaloides* par sa petite taille et la forme de ses feuilles. Elle est également distincte des espèces indomalaises par l'existence de deux bractées filiformes qui s'ajoutent aux bractées de l'involucre entourant l'inflorescence.

Tacca ankaranensis Bardot-Vaucoulon, **sp. nov.**

A T. parkeri Seem., *quoque cum filiformibus bracteis 2 basi inflorescentiae, inopinate palmatilobatis foliis atque a* T. leontopetaloides (L.) Kuntze *filiformibus bracteis non multis, foliorum lobis non pinnatifidis, magnitudine parvissima differt.*

TYPE. — *Bardot-Vaucoulon 342*, Madagascar, plateau calcaire de l'Ankarana, zone du Lac Vert (12°52'S, 49°08'E), 150 m, fl., déc. 1990 (holo-, P! ; iso-, TAN!).

Géophyte de petite taille, inférieure à 30 cm ; partie souterraine non vue. Une à deux feuilles à pétiole costulé, surtout sur les 2/3 inférieurs, de 15-25 × 0,2 cm ; limbe cordé, de 15 × 10 cm palmatilobé : trois lobes eux-mêmes divisés en 2 ou 3, lobes larges à extrémité rétrécie subacuminée, 0,6-0,7 × 0,3-0,5 mm.

Hampe florale de 15-25 cm, portant une inflorescence de 8-12 fleurs, entourée d'un involucre de 4 bractées vert pourpre, décussées, sessiles, ovales-lancéolées, aiguës au sommet, à 7-11 nervures bien visibles, les deux externes petites, 1,5-2 × 0,5-1 cm, les deux internes plus larges, 1,5-3,5 × 1-2 cm, atténuées à partir du tiers inférieur. Deux bractées filiformes persistantes, vert violacé, de 5-10 cm × 0,5 mm, situées en face des bractées externes. Boutons floraux globuleux ; pédicelles de 2-3 cm × 0,5 mm ; fleurs de 1,5 cm de diamètre ; pièces du périanthe vert violacé, foncées, soudées en tube sur le tiers de leur longueur, les lobes externes de 1,1 × 0,4 cm à apex arrondi, les lobes internes de 1 × 0,5 cm à apex émarginé ; étamines à filets soudés au périanthe sur 3 mm, partie libre de 2 × 2 mm, repliée en casque et recouvrant les loges des anthères de 1,5 × 0,5 mm ; pas de disque bien différencié ; ovaire de 3 × 1,5 mm, couvert de très petites glandes ; style court et épais portant à sa base une couronne de poils glanduleux, terminé par 3 lamelles stigmatiques rabattues, bifides, de 2 × 2 mm. Fruit pyriforme, 1,5-2 × 1-1,3 cm, marron, peu charnu, indéhiscent, portant à sa partie supérieure les restes de la fleur ; graines

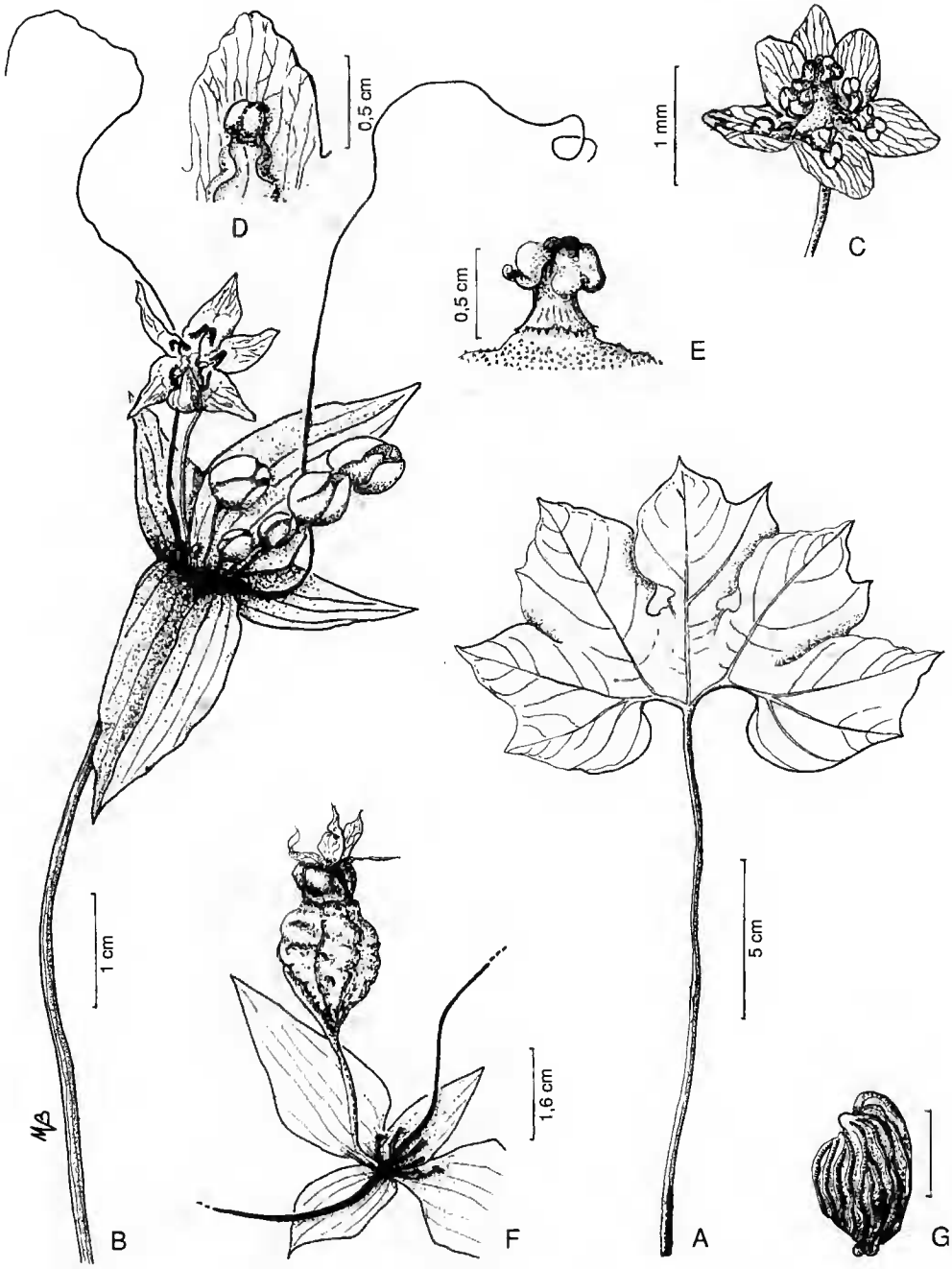


Fig. 7. — ***Tacca ankaranensis*** Bardot-Vaucoulon : **A**, feuille ; **B**, inflorescence ; **C**, fleur ; **D**, pétale et étamine isolés ; **E**, détail du style et de l'ovaire ; **F**, fruit et reste de l'inflorescence ; **G**, graine. (*Bardot-Vaucoulon 396*, P).

nombreuses, jaune marron, 4,5 × 3 × 3 mm, 15-17-costulées. — Fig. 7.

PARATYPE. — *Bardot-Vaucoulon 396*, Madagascar, plateau calcaire du massif de l'Ankarana, 180 m, fr., 1 déc. 1990 (P!, TAN!).

ÉCOLOGIE. — *Tacca ankaranensis* a été récolté entre 150 m et 200 m d'altitude en sous-bois de forêt tropophile sur calcaire. Les plantes sont localement abondantes sur un sol argilo-calcaire peu profond, peu pentu et très caillouteux mais les stations sont rares. La période de végétation, pendant laquelle la plante est visible, s'étend de fin novembre à février-mars.

NOTES. — *Tacca ankaranensis*, par l'organisation de son inflorescence comportant 4 bractées bien développées auxquelles s'ajoutent deux bractées filiformes situées entre les bractées internes et sur le même rang, se rapproche de l'espèce sud-américaine *T. parkeri* Seem. Cette espèce, de petite taille également, possède 1 ou 2 bractées surnuméraires mais plus courtes et plus épaisses, ce caractère ne se rencontrant dans aucune des 10 autres espèces. Par contre les feuilles sont différentes : palmatilobées pour *T. ankaranensis*, pennatifides pour *T. parkeri*. Les fruits sont pyriformes ; les graines, à section triangulaire et côtes marquées, sont plus courtes et plus renflées que celles de *T. parkeri* et proches de celles de *T. leontopetaloides*, présent à Madagascar. Chez ces deux espèces malgaches on note également la présence de poils glandulaires sur l'ovaire et la base du style. La partie souterraine n'a pas pu être observée alors que DRENTH (1972) signale que sa position et son mode de croissance sont des caractères intéressants dans la systématique du genre.

UN *ADENIA* (PASSIFLORACEAE) NOUVEAU, A PORT REMARQUABLE

La famille des Passifloraceae est représentée à Madagascar par 4 genres : *Adenia* Forssk., *Paropsia* Noronha ex Thouars, *Deidamia* Noronha ex Thouars et *Passiflora* L. (introduit). Le genre *Adenia*, le plus riche en espèces, connu dans l'île depuis 1857 (TULASNE), a été étudié par PERRIER DE LA BÂTHIE (1945) pour la Flore de Madagascar et des Comores. En 1970 DE WILDE lors de la préparation de la monographie de ce taxon, examine les nombreux échantillons collectés et retient 21 espèces, toutes endémiques, appartenant à deux sections (DE WILDE 1971). La section *Microblepharis* (Wight & Arn.) Engl. (groupe 1 de PERRIER DE LA BÂTHIE) à réceptacle aussi large que haut, ne compte qu'une seule espèce : *A. densiflora* (Baker) Harms. Toutes les autres espèces caractérisées par des fleurs à réceptacle tubulaire appartiennent à la section *Adenia* (groupe 2 de PERRIER DE LA BÂTHIE). La plupart des espèces malgaches sont pourvues d'un tubercule renflé hypogé ou épigé et d'une tige lianescente munie de cirrhes.

Une nouvelle récolte provenant du Massif de l'Ankarana, malgré la grande originalité de port de l'individu (Fig. 8 et 9), tronc multicaule dépourvu de cirrhes, présente les caractères floraux du genre *Adenia*. La forme longuement tubulée du réceptacle permet de la rattacher à la section *Adenia*.

Adenia lapiazicola Bardot-Vaucoulon, **sp. nov.**

A. perrieri Claverie, A. monodelpham H. Perrier, A cirrosam De Wilde, A. epigeam H. Perrier *includentis gregis foliorum glandularum positione affinis, penitus habitu differt.* A. cirrosa De Wilde, *erecto habitu propinqua, sed pluricauli ramoso trunco, ramulis contractissimis cum brevissimis internodiis, magnis integris foliis, differt.*

TYPE. — *Bardot-Vaucoulon 135*, Madagascar, massif de l'Ankarana, fissure du « tsingy » du Lac Vert, 170 m, 6 oct. 1990, fleur mâle (holo-, P! ; iso-, TAN!).

Arbrisseau dioïque, multicaule, dressé, atteignant 3 m de hauteur, tronc de 15 cm de diamètre environ, branches massives, dressées, bois mou et spongieux, écorce grise, mince, ridée, lenticellée ; pas de vrilles ; entre-nœuds très courts, 1-2 cm, rameaux florifères axillaires très courts, 2,5 mm ; les feuilles de la base des rameaux peuvent être réduites à leurs glandes uniquement. Feuilles caduques, épaisses, plus ou moins crassulescentes, bleu-vert dessus, vert-gris mat en des-

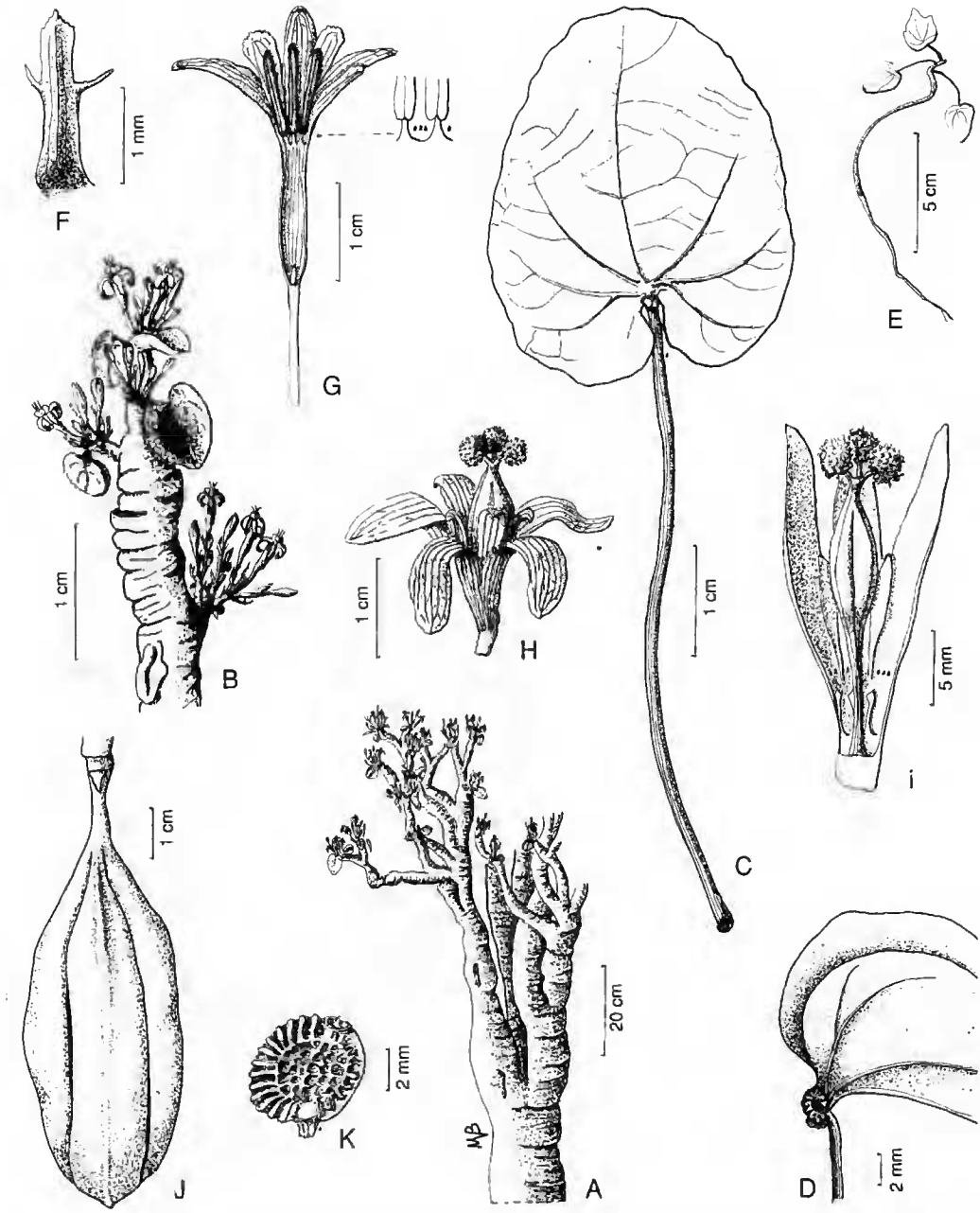


Fig. 8. — ***Adenia lapiazicola*** Bardot-Vaucoulon : **A**, port de la plante, pied mâle ; **B**, détail d'un rameau, pied mâle ; **C**, feuille, face supérieure ; **D**, glandes vues de profil ; **E**, plantule ; **F**, bractée ; **G**, fleur mâle, section longitudinale et détail de la couronne supérieure ; **H**, fleur femelle, vue externe ; **I**, fleur femelle, section longitudinale ; **J**, fruit ; **K**, graine. (*Bardot-Vaucoulon 135*, P).

sous, entières, cordées à la base, sommet arrondi émarginé et mucroné, limbe 7-15 × 5,5-12 cm, 5 nervures principales saillantes à la face inférieure, nervures secondaires en réseau très visible face inférieure, marge entière, sur certaines jeunes feuilles présence de poils courts, cireux, blancs ; pétiole long, 5,5-18 cm × 1,5-3 mm, strié longitudinalement ; glandes 2 à la base de la feuille, 2 mm de diamètre, à bord plissé, avec une dépression cratériforme au centre, plus ou moins confluentes sur la partie médiane antérieure du pétiole correspondant à la base faiblement peltée de la feuille visible sur les jeunes plantules, pas d'autres glandes sur le limbe ; stipules marron, triangulaires, pointues, longues de 0,5 mm.

Inflorescences mâles très nombreuses portées par des rameaux épais à entre-nœuds très courts ; pédoncule court, axillaire des feuilles qui apparaissent pendant la floraison ; inflorescences contractées, de 2 à 5 fleurs ; bractées triangulaires, 2 × 0,5 mm, extrémité acuminée et dentée, portant latéralement 2 pointes égales au tiers de la longueur totale. Fleur mâle odorante, de 3-4 cm de longueur, pédicelle long, 1,3-2 × 0,1 cm, tube 7-15 × 2-3 mm ; sépales verts, réfléchis à l'anthèse, 10-12 × 4 mm, oblongs, sommet obtus, denté, recourbé, 8-nervés ; pétales blancs, 8-10 × 2-3 mm, 3-nervés, sommet denté, bord ondulé, le tiers supérieur récurvé à maturité ; étamines à filets soudés au réceptacle sur 2 mm, libres sur 1 mm ; anthères longues et fines, 7,5 × 1 mm, obtuses ; couronne réduite à de petits épaississements dentés, insérés sur un mince bourrelet au niveau de la base des pétales ; pas de disque inférieur ; ovaire rudimentaire de 2 mm de longueur. Inflorescences femelles peu nombreuses, de 1-3 fleurs, portées par des rameaux plus allongés que pour les inflorescences mâles ; fleurs femelles de 2,2 cm de longueur, pédicelle court, 2 × 1,5 mm, tubes de 12 × 2,5 mm ; sépales verts, 24 × 5 mm, 8-nervés, se repliant vers l'extérieur ; pétales plus courts, blancs, 12,5 × 2 mm, 3-nervés, récurvés ; couronne supérieure identique à celle des fleurs mâles, pas de couronne inférieure ; staminodes écailleux, 2,2 mm de longueur soudés au tube sur 1,2 mm ; ovaire fusiforme, 10 × 3 mm, porté par un long gynophore, 5 × 1 mm, style réduit, divisé en 3 branches de 3 mm terminées chacune par un stigmate arrondi très papilleux. Fruits peu nombreux, bleu vert, gynocarpe 1-2 × 0,4 cm, capsule allongée, 8-10 × 4 cm, à sommet pointu, péricarpe coriace, déhiscent en 3 valves, 3 placentas, contenant une trentaine de graines, de nombreuses graines avortées étant visibles ; graine arrondie à subovale, comprimée, 6-7 mm de diamètre, 1-1,5 mm d'épaisseur, funicule court 2-3 mm, côtes et aréoles très marquées et profondes. — Fig. 8, 9.

PARATYPES. — *Bardot-Vaucoulon 87*, Madagascar, massif de l'Ankarana, tsingy du Lac Vert (12°52'S, 49°08'E), rochers lapiazés à végétation ripicole clairsemée, 170 m, 3 juin 1989, stér. (P!) ; *88*, ibid., oct. 1989, fl. mâle (P!, TAN!) ; *134*, ibid., 6 oct. 1990, fl. femelle (P!, TAN!) ; *134 bis*, ibid., 6 oct. 1990, fr. (P!) ; *421 bis*, ibid., 2 mars 1991, plantule (P!).

ÉCOLOGIE. — La plante se développe dans les lapiaz calcaires du massif de l'Ankarana, au lieu dit Tsingy du Lac Vert qui domine de plus de 100 m le lac situé dans un effondrement en contrebas. Les fissures dans lesquelles pousse cet *Adenia* sont remplies d'un peu d'humus seulement et parfois aucun sol n'est visible. La partie souterraine, compte tenu du milieu ripicole, est inconnue. La floraison, abondante et odorante, surtout pour les pieds mâles, a lieu en octobre, les fruits se développent d'octobre à décembre. Les feuilles crassulescentes apparaissent pendant la floraison et n'atteignent leur taille définitive qu'en décembre. Elles jaunissent fin-mai début-juin.

Cette espèce, très localisée, n'est connue que par une quinzaine d'individus dans un périmètre de quelques dizaines de mètres carrés. Deux pieds : un mâle et une femelle sont plus grands et sans doute plus anciens que les autres. Ils semblent constituer les pionniers de ce petit peuplement. Des plantules, observées en mars à la base d'un pied femelle, aucune n'avait survécu en juin. Compte tenu du milieu particulièrement difficile (absence de sol et sécheresse extrême), les possibilités de germination et d'installation de nouvelles plantes sont réduites.

Les graines n'ont pas de dispositif permettant une dispersion par le vent, elles sont assez lourdes et vont germer à proximité des pieds déjà existants. La dissémination à distance se fait proba-

Fig. 9. — ***Adenia lapiazicola*** Bardot-Vaucoulon : **A**, la plante dans son milieu ; **B**, pied mâle en fleurs émergeant d'une fissure de lapiaz ; **C**, pied femelle portant des fruits et des jeunes feuilles ; **D**, détail de l'extrémité d'un rameau en cours de floraison. (*Bardot-Vaucoulon 135*, P).

blement par les animaux mais aucune observation n'a été faite dans ce domaine. *Adenia lapiazicola* existe peut-être dans d'autres zones de lapiaz de l'Ankarana mais nous ne l'avons pas trouvé à proximité ni dans les autres secteurs du massif plus brièvement visités.

NOTES. — Comme la plupart des autres espèces malgaches (DE WILDE 1970) *A. lapiazicola* est une microendémique. La seule station actuellement connue est située dans la province de Diégo Suarez au coeur des lapiaz du massif de l'Ankarana.

Les caractères des fleurs mâles, longuement tubulées, avec des étamines insérées près de la gorge du réceptacle, permettent de rattacher *A. lapiazicola* à un groupe comprenant *A. perrieri* Claverie, *A. monadelpha* H. Perrier, *A. ecirrosa* De Wilde, *A. epigea* H. Perrier, *A. refracta* (Tul.) Schinz, *A. peltata* (Baker) Schinz. La position des deux glandes à la limite du pétiole et du limbe est la même que pour les quatre premières espèces citées mais le reste de l'appareil végétatif est d'une grande originalité. Les espèces à port dressé, non lianescentes, sont peu nombreuses, autant en Afrique qu'à Madagascar. On ne retrouve ce caractère que chez *A. ecirrosa* du SW malgache. Toutefois, si l'absence de vrilles et le tronc épaissi les rapprochent, *A. lapiazicola* à un tronc pluricaule ramifié, à rameaux très contractés et noueux du fait d'entre-nœuds très courts (moins de 2 cm), alors que *A. ecirrosa* a un tronc unique de 2-3 mètres, peu ramifié, à branches courtes et entre-nœuds de 1-5 cm. Chez ce dernier les feuilles sont découpées en 3-5 lobes alors qu'elles sont grandes et entières chez *A. lapiazicola*. Tout en étant apparentées par plusieurs caractères floraux et végétatifs ces deux espèces sont tout à fait distinctes.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement les personnes ayant permis la réalisation de ce travail, en particulier le professeur Ph. MORAT pour l'accès au matériel, aux échantillons et à la documentation du Muséum national d'Histoire naturelle et pour ses remarques pertinentes, J. BOSSER pour sa constante bienveillance, son aide dans la rédaction des diagnoses et sa relecture attentive du manuscrit, Th. DEROIN pour la traduction en latin des diagnoses, ainsi que pour ses conseils et observations tant dans les descriptions des espèces, que dans la réalisation des planches de dessin et J.-N. LABAT & P.P. LOWRY II pour leurs remarques et corrections.

Notre reconnaissance va également à C. RAJEJARISON qui a guidé notre travail de recherche à Madagascar, A. RAKOTOZAFY qui nous a aidée dans la détermination de nos récoltes et P. VAUCOULON dont les qualités de dessinateur ont été mises à profit pour la réalisation des profils de végétation.

RÉFÉRENCES

BARDOT-VAUCOULON M. 1991. — *Analyse floristique et mise en évidence des groupes écologiques sur faciès karstique dans le massif de l'Ankarana (zone du Lac Vert).* Mém. de D.E.A. des Sciences Biologiques Appliquées, E.E.S.S. Université d'Antanarivo.

BESAIRIE H. 1936. — La géologie du Nord-Ouest de Madagascar. *Mém. Acad. Malg.* 21.

BESAIRIE H. 1972. — Géologie de Madagascar I. Les terrains sédimentaires. *Ann. géol. Madag.* 15.

CAMPBELL D.G & HAMMOND H.D. 1989. — *Floristic inventory of tropical countries.* New York Botanical Garden.

CAPURON R. 1952. — Compte rendu d'une tournée dans les forêts du Nord de Madagascar avec le professeur Humbert. *Bull. Acad. Malg.* 30 : 27-36.

CORNET A. 1974. — *Essai cartographique bioclimatique à Madagascar*, ORSTOM. Carte au 1/2 000 000 et notice 55.

CORNET A. & GUILLAUMET J.L. 1976. — Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., 11 : 35-40.

DAGUET Ph. & GODRON M. 1982. — *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés.* Masson, Paris.

DE WILDE W.J.J.O. 1970. — A survey of the species of the genus *Adenia* (Passifloraceae) in Madagascar with some new combinations, the description of some new taxa and a Key to the species. *Adansonia*, sér. 2, 10 : 111-126.

DE WILDE W.J.J.O. 1971. — A monograph of the genus *Adenia* Forssk. (Passifloraceae). *Meded Landbouwhoogeschool* 71 : 1-281.

DRENTH E. 1972. — A revision of the family Taccaceae. *Blumea* 20 : 367-406.

DUFLOS J. 1968. — Bilan des explorations biospéléologiques pour l'année 1968 à Madagascar. *Rev. Géog.* 12 : 155-172.

DUFLOS J. 1988. — *Cartographie souterraine de l'Ankarana.* Communication à la section d'Antsiranana de l'Académie malgache. Doc. ronéo.

DUFLOS J. & DE SAINT OURS J. 1967. — Résultats hydrogéologiques des explorations souterraines dans le karst de l'Ankarana. *C. R. Sem. Géol.*, Tananarive.

DU PUY D. & MOAT J. 1996. — A refined classification of the vegetation types of Madagascar and their current distribution : 205-218, in LOURENZO W.R., *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.

GOUNOT M. 1969. — *Méthode d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris.

GUINOCHET M. 1973. — *Phytosociologie*. Coll. d'écologie I. Masson, Paris.

HUMBERT H. 1951. — Les territoires phytogéographiques du Nord de Madagascar. *C. R. Somm. Séances Soc. Biogéo.* : 176-184.

HUMBERT H. 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar, leur cartographie. *Année biol.* 31 : 195-204.

HUMBERT H. & COURS DARNE G. 1965. — Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques, au 1 000 000 et notice de la carte. *Trav. Sect. Sc. Techn. Inst. Fr.* Pondichéry, h.s., 6 : 46-78.

KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT Ph. 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.

LEANDRI J. 1936. — Le milieu et la végétation de la réserve naturelle de l'Antsingy (Madagascar). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 8 : 557-572.

LING P.P & TING C.T. 1982. — *Tacca subflabellata*. *Acta Phytotax. Sin.* 20 : 202.

MARAIS W. & REILLY J. 1978. — *Chlorophytum* and its related genera (Liliaceae). *Kew Bull.* 32 : 653-663.

MORAT Ph. 1969. — Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. *Cah. ORSTOM*, sér. biol., 10 : 117-132.

MORAT Ph. 1973. — Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar. *Mém. ORSTOM*, n° 68.

MORAT Ph. & LOWRY II P.P. 1997. — Floristic richness of the Africa-Madagascar region: a brief history and prospective. *Adansonia*, sér. 3, 19 : 101-115.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1938. — Liliacées. *Fl. Madag.* 40 : 1-47.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1945. — Passifloracées. *Fl. Madag.* 143 : 2-48.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1950. — Taccacées. *Fl. Madag.* 43 : 1-5.

ROSSI G. 1980. — *L'extrême nord de Madagascar*. Edissud, Aix en Provence.

WHITE F. 1983. — *The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompagny the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation map of Africa*. UNESCO, Natural Resources Research 20: 1-356.

Carte au 1/100 000 d'Ambilobe. I.G.N. annexe de Tananarive et Serv. géo. cart. de Mad., 1974.

LISTE FLORISTIQUE DES ESPÈCES CITÉES POUR LE MASSIF DE L'ANKARANA

ACANTHACEAE
Justicia sp., B-V 453

ANACARDIACEAE
Poupartia gummifera C. Sprague ex Jum.
Poupartia sylvatica H. Perrier
Protorhus humbertii H. Perrier

APOCYNACEAE
Cerbera venenifera (Poir.) Steud.
Pachypodium decaryi Poiss.
Pachypodium rutenbergianum Vatke

ARACEAE
Amorphophallus hildebrandtii (Engl.) Engl. & Gehrm.
Carlephyton madagascariensis Jum. *emend.* Buchet

ASCLEPIADIACEAE
Cynanchum phillipsonianum Leide & Meve
Sarcostemma sp., B-V 107

BALSAMINACEAE
Impatiens sp., B-V 445

BOMBACACEAE
Adansonia madagascariensis Baill.

BURSERACEAE
Commiphora arafy H. Perrier
Commiphora grandifolia Engl.
Commiphora pervilleana Engl.
Commiphora stellulata H. Perrier

COMBRETACEAE
Terminalia neotaliala Capuron
Terminalia belini Capuron
Terminalia calcicola H. Perrier
Terminalia leandriana H. Perrier

EBENACEAE
Diospyros analamerensis H. Perrier
Diospyros natalensis Brenan
Diospyros vescoi Hiern
Diospyros sp., B-V 308

ERYTHROXYLACEAE
Nectaropelatum sp., B-V 307

EUPHORBIACEAE
Adenochlaena leucocephala (Baill.) Müll. Arg.
Croton ankarensis Leandri
Croton elaeagni (Baill.)
Drypetes sp., B-V 199

Euphorbia ankarensis Boiteau
Euphorbia pachypodioides Boiteau
Euphorbia viguieri Denis var. *ankaranensis* Leandri
Omphalea sp., B-V 158
Pycnocoma ? reticulata (Baill.) Leonard

HERNANDIACEAE
Gyrocarpus americanus Jacq. fa. *tomentosus* Kubitzki

LEEACEAE
Leea guineensis G. Don var. *cuspidifera* (Baker) Desc.

LEGUMINOSAE
Albizia polyphylla E. Fourn.
Cordyla madagascariensis R. Vig.
Dalbergia humbertii R. Vig.
Delonix boiviniana (Baill.) Capuron
Delonix aff. velutina Capuron
Entada chrysostachys (Benth.) Drake
Erythrina ankaranensis Du Puy & Labat
Mimosa lapiazicola R. Vig.
Neoapaloxylon madagascariense (Drake) Rauschert
Noeharmsia baronii (Drake) R. Vig. ex Peltier
Ormocarpopsis aspera R. Vig.
Ormocarpum berneriamum Baill.
Pongamiopsis amygdalina (Baill.) R. Vig.

LILIACEAE
Asparagus vaginellatus Bojer ex Baker
Chlorophytum sylvestre Bardot-Vaucoulon
Crinum firmifolium Baker var. *geophilum* H. Perrier
Dracaena reflexa Lam.
Lomatophyllum prostratum H. Perrier
Rhodocodon calcicolus H. Perrier

LOGANIACEAE
Strychnos madagascariensis Poir.

MALVACEAE
Kolteletzkya retrobracteata Hochr.

MELIACEAE
Neobeguea ankaranensis J.-F. Leroy
Turraea sp., B-V 261

MONTINIACEAE
Grevea madagascariensis Baill.

MORACEAE
Antiaris toxicaria Lesch. subsp. *madagascariensis* (H. Perrier) C.C. Berg
Ficus reflexa Thunb. subsp. *reflexa* C.C. Berg

OCHNACEAE
Ochnella madagascariensis (DC.) H. Perrier

OLEACEAE
Chionanthus incurvifolius (H. Perrier) Stearn
Noronhia oblanceolata H. Perrier

ORCHIDACEAE
Acampe reuschania F. Reich.
Angraecum flavidum Bosser
Angraecum praestans Schltr.
Bulbophyllum rubrum Jum. & H. Perrier
Disperis crucifera H. Perrier
Microcoelia perrieri (Finet) Summerh.
Microcoelia physophora (F. Reich.) Summerh.
Oeceoclades analamerensis (H. Perrier) Garay & P. Taylor
Oeceoclades maculata (Lindl.) Lindl.
Oeceoclades spatulifera (H. Perrier) Garay & P. Taylor
Nervilia bicarinata (Baill.) Schltr.
Vanilla humblotii F. Rchb.

PANDANACEAE
Pandanus biceps B.C. Stone & Guillaumet

PASSIFLORACEAE
Adenia firingalavensis (Drake ex Jum.) Harms
Adenia lapiazicola Bardot-Vaucoulon

PEDALIACEAE
Uncarina sp.

POLYGALACEAE
Polygala subdioica H. Perrier

PORTULACACEAE
Talinella sp., B-V 202

RUBIACEAE
Canthium sp., B-V 301
Hymenodictyon sp., B-V 390
Paracorynanthe antankarana Capuron ex J.-F. Leroy
Tarenna sp., B-V 14

RUTACEAE
Zanthoxylum decaryi H. Perrier

SAPINDACEAE
Erythrophysa belini Capuron
Erythrophysa lapiazicola Capuron
Stadmania oppositifolia Lam.

STERCULIACEAE
Hildegardia erythrosiphon (Baill.) Kosterm. subsp. *eriocalyx* Arènes
Nesogordonia ambalabeensis Arènes

TACCACEAE
Tacca ankaranensis Bardot-Vaucoulon
Tacca leontopetaloides (L.) Kuntze

TILIACEAE
Grewia sp., B-V 345

URTICACEAE
Obetia radula (Baker) B.D. Jacks.

VERBENACEAE
Clerodendrum nudiflorum Moldenke
Vitex beraviensis Vatke

VITACEAE
Cissus auricoma Desc.
Cissus microdonta (Baker) Planch.
Cyphostemma sp., B-V 110

ZINGIBERACEAE
Aulotandra humbertii H. Perrier
Aulotandra trigonocarpa H. Perrier

Manuscrit reçu le 24 décembre 1996 ;
version révisée acceptée le 25 février 1997.